HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY

61,279

GIFT OF

Harvard college library.

March 30, 1923.

1876.

the University of Rostock, Germany, 18 April, 1876.

MAR 30 1923

Riedel, B. 1874.

Entwickelung der Säugethierniere.

LIBRARY
OF ZOÖLOGY,
CAMBRIDGE, MASS.

Inaugural-Dissertation

der medicinischen Facultät zu Rostock

vorgelegt

von

Dr. B. Riedel.

Rostock.
Universitäts-Buchdruckerei von Adler's Erben.
1874.

Trans. to Mus. Comp. Zool.

1876, April 18.
Gift of
the University
of Rostock,
Germany.

A. Embryonale Entwicklung.

Historisches. Die ersten Nachrichten über die Entwicklung der Nieren bei Säugethieren stammen von Rathke, der in Burdach's[1]) Physiologie die Harnkanälchen ziemlich junger Embryonen als gerade gestreckte, wenige Büschel bildende Röhren beschreibt, die am inneren Umfange der Nieren ihre Sammelpunkte finden und in den Harnleiter übergehen; im Uebrigen verbreiten sie sich strahlig in der Niere und enden an deren Peripherie mit einer Menge kleiner Auftreibungen gleich den Enden der Luftgefässe in den Lungen. Später winden sie sich sämmtlich in ihrer ganzen Länge, weil der Umfang der Niere nicht entsprechend ihrer Verlängerung zunimmt, wobei zugleich der sie zusammenhaltende Schleimstoff etwas abnimmt. Endlich, während die nach aussen gelegenen gewundenen Kanälchen sich verengern, behalten die nach innen gelegenen ihre frühere Dicke bei, strecken sich aber gerade und legen sich zu Ferreinschen Pyramiden an einander.

Joh. Müller[2]) bestätigte kurze Zeit darauf im Wesentlichen die Angaben Rathke's und kam zu dem Schlusse, dass die Rindensubstanz nach und nach entstehe in dem Theile der Nieren, in dem die Bündel der urinführenden Kanäle sich winden.

Die 3 Jahre später veröffentlichten eingehenderen Untersuchungen Rathke's[3]) über die Entwicklung der Säugethiernieren

---

[1]) Tom II. p. 573. Leipzig 1828.

[2]) De glaud. secern. struct. penit. Leipzig 1830. p. 94.

[3]) Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1833. p. 97.

erstreckten sich bis in eine sehr frühe Zeit des Embryonallebens hinein. Ein $6^1/_3$ Par. Linien langer Rindsembryo besass eine Niere mit warzenförmigen Hervorragungen; diese entsprachen den peripherischen Endigungen äusserst kleiner Kolben, die alle an der der Aorta zugekehrten Seite der Niere in einander übergingen. Er hielt diese Hervorragungen für die erste Andeutung der sich bildenden Harngefässe. Ein Harnleiter war hier noch nicht vorhanden, wohl aber bei einigen etwas älteren Embryonen, deren Niere aus „etlichen kleinen, gerade gestreckten, ein wenig kegelförmigen und an beiden Enden abgerundeten Körperchen bestand, die ihr dickeres Ende im äusseren, ihr dünneres Ende im inneren Rande der Niere hatten".

Diese kegelförmigen Körperchen schwellen später in ihrem äusseren Ende keulenförmig an und erscheinen dann deutlich hohl ihrer ganzen Länge nach; ob sie sich dann aber schon in das inzwischen aus einer Anschwellung des am inneren Rande der Niere verlaufenden Harnleiters hervorgegangene Nierenbecken öffnen oder nicht, ist noch nicht zu ermitteln. Sie sind aber jedenfalls Andeutungen der nachherigen Harngefässe; sie dehnen sich nun rasch in die Länge, werden allenthalben gleich weit und sind wegen ihrer raschen Verlängerung genöthigt sich zu schlängeln; schon in einer 2‴ langen Niere kommen starke Schlängelungen vor. Die Beschreibung der weiteren Entwicklung stimmt mit der früher gegebenen überein, doch erwähnt er noch ausdrücklich die Bildung der Marksubstanz in einer späteren Zeit des embryonalen Lebens und glaubt, dass sie aus später entstandenen Theilen der einzelnen Stämme der Harngefässe hervorgehen.

Malpighische Körperchen fand er schon in einer Schafsniere von $2^1/_2$‴ Länge. Sie erschienen ihm anfangs nur als einfache Kügelchen und erst wenn sie grösser geworden waren, konnte er eine Zusammenknäuelung aus zarten Blutgefässen bemerken.

Valentin[1]) lässt gleichfalls die Harnkanälchen als längliche mit blinden kolbigen Enden sich schliessende Gefässe entstehen, welche nach der inneren Seite hin spitz zulaufen und mit einander convergiren, ohne jedoch zuerst mit dem Nierenbecken zu communiciren.

Sie werden nach und nach dünner und länger, behaupten aber nach ihm, im Gegensatz zu Rathke, nach innen stets die

[1]) Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835. p. 411.

mehr gestreckte Form und sind als solche büschelförmig zu Ferrein'schen Pyramiden vereinigt, während sie peripherisch sich winden und verknäueln. Damit ist der Gegensatz zwischen Cortical- und Medullarsubstanz gegeben. Zu dieser Zeit sollen auch erst die Malpighischen Gefässknäuel entstehen, und zwar sollen sie stets gleich von Anfang an Blutgefässe besitzen, da Injectionsmassen von der Aorta aus eingespritzt stets in die Knäuel eindrangen, wenn auch nicht immer gleich deutlich. Genaueres über die Genese der Malpighischen Körper brachte erst lange Zeit später Remak, der bekanntlich die Gefässknäuel ganz unabhängig von den Epithelialröhrchen zur Ausbildung kommen liess [1]). Letztere mit ihrem blinden Ende auf den Glomerulus treffend sollen nach und nach immer tiefer durch denselben eingestülpt werden, so dass endlich der Glomerulus bis auf die Eintrittsstelle seiner Blutgefässe gänzlich von dem eingestülpten Theile des Harnkanals umfasst wird. Dieser Auffassung von der Entwicklung der Malpighischen Körper trat Koelliker [2]) entgegen.

Er liess sie hervorgehen aus den soliden kolbig verdickten Enden der Harnkanälchen-Anlagen. Die inneren Zellen dieser birnförmigen oder rundlichen Körper sollen zu Capillaren werden, dann an 2 Orten mit den äusseren Gefässen in Zusammenhang treten, die äusseren zu einem Epithel, das mit dem der Harnkanälchen sich verbindet und wie dieses mit einer Membrana propria sich umgiebt, die natürlich, wo die Gefässe zu- und abtreten, fehlt und daher hier wie durchbohrt wird. Hinsichtlich der Entwicklung der Harnkanälchen machte dieser Forscher zunächst darauf aufmerksam, dass die von Rathke und Valentin als erste Anlagen der Harnkanälchen beschriebenen kolbenförmigen Gebilde offenbar die Nierenkelche gewesen seien. Aus diesen sprossen dann erst die Harnkanälchen hervor, die rasch in die Länge wachsen und sich winden; anfangs sind sie solide und ohne Membrana propria; im Laufe der Entwicklung erst bildet sich die Höhlung aus, indem vermuthlich eine Flüssigkeit zwischen den Zellen sich ansammelt; die Membrana propria verdankt wahrscheinlich ihren Ursprung einem von den Zellen ausgeschiedenen Plasma. Das nächste Decennium brachte nichts Neues hinsichtlich der Nierenentwicklung, bis die epochemachende Arbeit von Henle [3]) erschien, an die sich sofort

[1]) Untersuchungen zur Entwicklung der Wirbelthiere. 1855. p. 121.

[2]) Mikroskopische Anatomie. II. 2. p. 368.

[3]) Zur Anatomie der Niere. Göttingen 1862.

eine Anzahl zum Theil auch die Entwicklung dieses Organes berücksichtigenden Aufsätze anschloss.

Colberg[1]) beschrieb in den Nieren älterer menschlicher Embryonen Harnkanälchen, die an der Peripherie der Niere entweder sich kolbig erweitern oder 2—3 Mal aufgerollt erschienen. In diesen aufgerollten Enden, die dieselbe Grösse hatten wie die Malpighischen Körperchen, konnte er anfangs keine Gefässknäuel wahrnehmen, weshalb er sie Pseudoglomeruli nannte. Später gaben ihm jedoch von der Aorta aus ins Werk gesetzte Injectionen die Ueberzeugung, dass auch diese Aufknäuelungen ächte Glomeruli beherbergten.

Schweigger-Seidel[2]) nennt die Schilderung Colberg's der Hauptsache nach richtig, constatirt ferner, dass die Niere peripherisch durch Neubildung wachse, während das Mark sich durch Streckung der Sammelröhren und der zwischen ihnen liegenden Schleifen in das Nierenbecken hinein bilde. Derselbe machte seine Untersuchungen übrigens ebenso wie Colberg an Nieren etwas älterer Embryonen.

Der nächstfolgende Beobachter Kupffer[3]) dagegen ging auf die erste Entwicklung der Harnkanälchen zurück. Er lässt sie unabhängig vom Nierenbecken als solide Zellenballen von gekrümmtem Verlaufe entstehen; er giebt jedoch die Möglichkeit zu, dass ein später auftretendes 2. System von Harnkanälchen einen anderen Ursprung hat. In neuester Zeit ist jedoch die Ansicht, dass die Harnkanälchen unabhängig von der Ureterverzweigung entstehen, nur für einen Theil des Kanalsystems als richtig hingestellt worden durch eine Arbeit seines Schülers A. Thayssen[4]). Derselbe lässt die Sammelröhren und Schaltstücke durch hohlsprossenartige Ausstülpungen vom Ureterensystem aus entstehen, während die Henle'sche Schleife sammt gewundenem Kanale und dazu gehörenden Malpighischen Körperchen sich selbstständig in der Nierenanlage aus einem soliden Zellenballen entwickeln. Mit dieser Angabe tritt Thayssen in directen Widerspruch zu allen älteren Autoren, die sämmtlich die gewundenen Kanäle durch Verlängerung und dadurch bedingte Schlängelung der in einer

---

[1]) Centralblatt für die med. Wiss. 1863. No. 49.

[2]) Die Nieren des Menschen und der Säugethiere. Halle 1865.

[3]) Schultze's Archiv 1865. p. 244.

[4]) Centralblatt für die med. Wiss. 1873. No. 38.

früheren Zeit allein vorhandenen geraden resp. leicht gebogenen Kanäle entstehen liessen.

Methode. Um so complicirte Objecte, wie embryonale Nieren, mit Erfolg untersuchen zu können, war es zuerst nöthig, eine Isolationsmethode aufzufinden, mittelst derer die zum Theil eben erst neu entstandenen wenig resistenten Bestandtheile derselben möglichst intact und doch zugleich vollständig isolirt werden konnten.

Die vielfach in Gebrauch gezogene concentrirte Salzsäure ist nicht geeignet, wie schon Schweigger-Seidel[1]) hervorhebt, „da sie das Zwischengewebe nicht ordentlich löse, sondern in eine gallertige Masse verwandele, andererseits weil die Kanälchen hier noch keine oder eine wenig entwickelte Membrana propria besässen und desshalb leicht zerfielen". Diese Uebelstände sind fast ganz zu vermeiden, wenn die Salzsäure zur Wirkung kommt nach vorhergehender Anwendung von Osmiumsäure-Lösung. Diese macht je nach ihrer Concentration, je nach der Dauer und Art ihrer Anwendung das neugebildete Gewebe verschieden resistent gegen die Salzsäure. Selbst in Form einer 1 % Lösung in den Ureter injicirt, wenn gleichzeitig eine Injection der Blutgefässe mit farbigen Massen beabsichtigt wird, thut sie vollständig ihre Dienste. Noch besser allerdings wirkt sie durch die Arterien injicirt, während einfaches Einlegen der Nieren in die Lösung die ungünstigsten Resultate giebt. Eine länger dauernde Einwirkung der Säure macht auch die Zellkerne widerstandsfähig gegen die Salzsäure, zugleich aber auch das zwischen den Harnkanälchen liegende Gewebe so resistent, dass eine Isolation derselben nicht zu Stande kommt. Je nach dem Alter des Embryo, je nach der Vollständigkeit der Injection ist die Wirkung der Salzsäure eine verschiedene; nie ist es möglich, das Zustandekommen eines guten Präparates vorherzusagen.

Nach der Injection mit Osmiumsäure wird die Niere sofort in concentrirte Salzsäure geworfen, in der sie 6—12 Stunden bleibt. Nachdem die Salzsäure durch Wasser ersetzt ist, trennt ein Schnitt mit der Hohlscheere die am meisten peripherisch gelegenen Theile der Niere, auf deren Untersuchung es, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, bei Anwendung dieser Methode am meisten ankommt, ab; das Präparat kann ohne Anwendung von Färbemitteln nach sanftem Zerzupfen sogleich in Glycerin untersucht werden.

---

[1]) l. c. p. 55.

Zu Schnittpräparaten eignen sich ebenfalls am besten mit Osmiumsäure injicirte Nieren. Selbstverständlich kommen aber auch nach anderen Methoden behandelte Präparate zur Anwendung; Injectionen in die Harnkanälchen, die beim Embryo und neugeborenen Thiere bekanntlich leicht bis in die Bowman'sche Kapsel hinein gelingen, Injectionen in die Blutgefässe etc.

Eigene Untersuchung. Schweigger-Seidel hat angegeben, dass die Entwicklung der Säugethierniere vor und nach der Geburt des Thieres eine ganz verschiedene sei. Dieser Satz, allgemein hingestellt, ist nicht richtig. Es differirt nämlich die Ausbildung dieses Organes bei verschiedenen Thierspecies stark im Momente der Geburt. Blind geborene Thiere besitzen nicht allein, wie M. Schultze fand, unentwickelte der Stäbchen und Zapfen entbehrende Augen, sondern auch andere Organe, z. B. die Leber und besonders die Nieren, stehen auf einer Entwicklungsstufe, die von den gleichen Organen des Kalbes z. B. schon längere Zeit vor der Geburt erreicht wird. Der Mensch hält zwischen den blind und sehend geborenen Thieren ungefähr die Mitte sowohl hinsichtlich der Ausbildung seiner Retina, als der seiner Nieren, wird also verhältnissmässig früher geboren, als das Rind. Der Vortheil, den das Rind von dieser grösseren Ausbildung bei der Geburt hat, wird dem Menschen gegenüber aber bekanntlich wieder ausgeglichen durch die Kürze der Zeit, die ihm im Gegensatze zu diesem bis zur Pubertät zugemessen ist.

Es kann darnach der Termin der Geburt nicht als Wendepunkt im Entwicklungsmodus bezeichnet werden, sondern es muss in jedem Falle mittelst des Mikroskopes der Zeitpunkt bestimmt werden, an dem die embryonale Entwicklung ihr Ende erreicht hat und die postembryonale beginnt.

Bei blind geborenen Thieren liegt dieser Wendepunkt zwischen dem 13—15. Tage post partum, beim Kalbe ist er schon längere Zeit vor der Geburt erreicht. Die Niere des Menschen ist bei der Geburt ungefähr so weit entwickelt, als die eines Hundes 10 Tage post partum [1]).

Beginne ich nun zunächst mit der Entwicklung der einzelnen die Niere aufbauenden Elemente, speciell mit derjenigen der Sam-

---

[1]) Das Präparat stammt von einem inter partum abgestorbenen, aber völlig ausgetragenen gut entwickelten Kinde, das ich der Güte des Herrn Professor Winkel in Dresden verdanke.

melröhren, so geben die mir zu Gebote stehenden Präparate hinreichend Aufschluss über ihre Entstehung.

Ein 2,3 Cm. langer Rindsembryo besitzt an der Innenseite des Wolf'schen Körpers eine Niere, deren Querdurchmesser dort, wo der Ureter in sie eintritt, 0,75 Mm. ist. Die Substanz der Niere besteht aus embryonalen Zellen von verschiedener Gestalt und Grösse; die Contouren derselben sind meist sehr undeutlich; desto deutlicher treten die Kerne hervor.

Sie sind um Kanäle herumgelagert, die aus dem Ureter hervorgehend nach der Peripherie der Niere zustreben.

Der Zusammenhang derselben mit dem Ureter ist entweder ein unmittelbarer oder ein mittelbarer; ein unmittelbarer dort, wo der Ureter eintritt, indem sich von seiner Eintrittsstelle an sofort ein Kanal geraden Weges nach der Peripherie der Niere begiebt (Fig. 1. ku); ein mittelbarer ober- und unterhalb (das Thier mit der Längsaxe vertical gestellt gedacht) des Uretereintrittes, in dem die nach der Peripherie zustrebenden Kanäle erst in 2 primär vom Ureter abgehende, nach oben und unten verlaufende Aeste (Fig. 1 a.) münden; letztere erreichen endlich ganz oben und unten auch die Peripherie. Dort nun enden sämmtliche Kanäle mehr oder weniger verbreitert, selbst hohlknospenartige Ausstülpungen nach mehreren Seiten aussendend, die verschieden weit, die längsten leicht gebogen unter der Peripherie der Niere entlang ziehen. Die Kanäle sind mit einem 3—5schichtigen Epithel ausgekleidet, das 0,024 bis 0,05 Mm. hoch aus Zellen mit undeutlichen Contouren und sehr verschieden grossen Kernen besteht. Gleiches Epithel setzt sich in den Ureter fort, dessen Durchmesser ungefähr gleich ist dem der Kanäle. Die Kanäle, die nicht alle gleich dick sind (zwischen 0,05 bis 0,08 Mm. schwankend) sind scharf gegen die umbiegenden Zellen abgesetzt, die nur in relativ dünner Schicht die peripherischen Endigungen der Kanäle überziehen, sie dadurch von der durch embryonale Bindegewebsfasern gebildeten Nierenkapsel trennend. Irgendwelche differencirte Gebilde lassen sich sonst in dem embryonalen Zelllager nicht erkennen; nur dort, wo die hohlknospenartigen Fortsätze der Kanäle gegen die embryonalen Zellen andrängen, sind letztere besonders in der directen Fortsetzung der Ausstülpungen dichter an einander gelagert, rundliche Zellhaufen bildend (Fig. 1 B.). Diese Zellhaufen, welche Hauptfactoren bei der Nierenentwicklung sind, sollen später eingehend erörtert werden. Den Character der die Peripherie erreichenden Kanäle in ihrer

ganzen Länge sicher zu bestimmen, erscheint in dieser Zeit der Entwicklung allerdings noch zu gewagt; wahrscheinlich aber ist es, dass die peripherisch hervorgetriebenen Endknospen schon die ersten Anlagen der Sammelröhren darstellen, da, wie sich später ergeben wird, eine dichtere Anhäufung embryonaler Zellen um das peripherische Ende eines Kanales stets beweist, dass das betreffende Kanalstück das Ende eines Sammelrohres sei. Ein etwas grösserer Katzenembryo giebt übrigens sofort Gewissheit darüber, dass aus der ersten Sprossenbildung des Ureterzweiges sogleich ein Sammelrohr hervorgeht. Die Niere zeigt hier noch fast dasselbe Aussehen, als die des Rindsembryo, die Kanäle sind noch mit einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, die Sprossen gehen kaum weiter unter der Peripherie der Niere entlang, doch sind die Zellanhäufungen, welche sie umgeben, schon weit dichter und zum Theil schon als deutlich differenzirte Gebilde mit ihnen in Zusammenhang getreten. Wie viele Sammelröhren aus je einem Ureterzweige hervorgehen, ist mit Sicherheit schwer zu sagen; auf Schnittpräparaten zeigen sich regelmässig 2 Knospen in einer Ebene gelegen; es ist eben wegen der Regelmässigkeit dieses Befundes sehr wahrscheinlich, dass mehr als 2 Sprossen aus jedem Ureterzweige hervorschiessen, so den Grund legend zu der späteren büschelförmigen Anordnung der Sammelröhren. Wie nun bei diesem Embryo das Epithel von Sammelrohr und Ureterzweig mit einander übereinstimmt, so auch bei einem etwas älteren Schweineembryo (3,5 Cm. lang) [1]), nur dass hier das Epithel fast durchgängig ein einschichtiges Cylinderepithel geworden ist, ebenso das des Ureters, dessen Durchmesser noch immer so gross ist, als der seiner Verzweigungen.

Der Uebergang von der Ureterverzweigung in das Sammelrohr ist auch hier noch ein ganz sanfter, nur an einer ganz geringen Verkleinerung des Durchmessers ist das Sammelrohr kenntlich. Dasselbe zieht leicht gebogen zur Peripherie, um dort entweder kolbenförmig erweitert blind zu enden, oder weniger anschwellend umzubiegen und nach kürzerem oder längerem Verlaufe mit mehr oder weniger entwickelten Malpighischen Körpern in Verbindung zu treten. Ist das Malpighische Körperchen weit in seiner Ent-

[1]) Die Epithelien der Kanäle vom Wolff'schen Körper zeigen bei diesem Thiere an Präparaten aus Müller'scher Lösung eine ähnliche Zusammensetzung aus einzelnen Stäbchen, wie sie von Heidenhain für bestimmte Abschnitte der Harnkanäle angegeben ist.

wicklung fortgeschritten, so kleidet auch den Theil des Kanales, der umbiegend und sich stark schlängelnd nach den Malpighischen Körperchen hinstrebt, dasselbe hohe Cylinderepithel aus (0,023 Mm.), das im Ureterzweige resp. im Sammelrohre sich findet. Auch der Durchmesser beider Kanäle ist der gleiche, so dass histiologisch beide nicht von einander zu unterscheiden sind, sondern nur der Lage nach. Eine Membrana propria fehlt ausgebildeten Kanälen ebenso wenig hier, als bei den jüngeren Embryonen. Das zwischenliegende embryonale Zelllager ist hier gegen früher etwas spärlicher geworden; irgendwelche differenzirte Bildungen mit vorwiegender Ausdehnung in einer Richtung, wie sie von Kupffer allerdings bei jüngeren Embryonen als solide Zellstränge beschrieben wurden, sind weder hier noch bei den jüngeren Embryonen sichtbar. Es würde auch, da das embryonale Zellgewebe stets nur in dünner Schicht die peripherischen Enden der Kanäle überzieht, kaum Platz sein für Gebilde, die sich in irgend beträchtlicherer Längenausdehnung ohne Zusammenhang mit der Ureterverzweigung im embryonalen Zelllager bilden wollten. Ebenso wenig gelang es, die von Kölliker beschriebenen soliden von den Ureterverzweigungen ausgehenden Zellstränge zu finden, die erst nachträglich hohl werden sollen. Die wenigen Kanäle, die wirklich auf den ersten Blick hin solide zu sein schienen, waren solche, die unterhalb des allerdings nur geringen Lumens der Länge nach durchschnitten waren. Eine solide Anlage der Sammelröhren muss ich also in Abrede stellen, wohl aber stimmt der Befund an dem Schweineembryo sonst sehr gut überein mit dem, den Kölliker am 3monatlichen menschlichen Embryo erhob, namentlich damit, dass diese Niere nur gewundene Kanäle enthalten habe.

Wenn Schweigger-Seidel diese Angabe Kölliker's als eine nicht streng zu nehmende bezeichnet und das Vorkommen von geraden Kanälchen schon in dieser Zeit constatirt, so ist diese Differenz nur dadurch erklärlich, dass Schweigger-Seidel doch einen etwas älteren Embryo vor sich gehabt haben muss. Wenn er aber hinzusetzt: „Die geraden Kanälchen, welche die ganze Nierensubstanz durchsetzen, fallen nur wegen ihrer geringen Entwicklung nicht in die Augen, so ist das entschieden wenigstens bei Thieren nicht zutreffend, da dieselben im Gegentheil, je jünger das Thier, um so deutlicher hervortreten und bei sehr jungen Embryonen peripherisch nicht nur relativ, sondern auch absolut dicker sind, als selbst beim erwachsenen Thiere.

Dies gilt nicht nur für die bis jetzt betrachteten Embryonen, bei denen der Kanal peripherisch und central ein gleich starkes Kaliber hat, sondern auch für die nächst älteren Thiere, die in meinem Besitze sind, Rindsembryonen von 7 Cm. Länge (Fig. 2). Hier hat das Sammelrohr schon annähernd die dem erwachsenen zukommende Form, ist nach dem Hilus der Niere zu dick, um sich peripherisch zu verjüngen. Noch immer ist der Uebergang in den mit hohem einschichtigen Cylinderepithel (0,03 Mm. hoch) ausgekleideten Ureterzweig ein unmerklicher, gleich hohes Epithel kleidet den Anfang des Sammelrohres aus, um sich jedoch rasch entsprechend der Verjüngung des Rohres zu verkleinern, das aber nach 3—4maliger Theilung noch immer einen grösseren Durchmesser besitzt als in späterer Zeit das peripherische Ende. Damit ist also das Sammelrohr definitiv fertig, nur die Länge seiner einzelnen Theile muss sich noch mannigfach ändern; ebenso fällt es auf, dass das Sammelrohr bis zu seinem centralen Ende hin noch immer von einer tunica propria überzogen ist im Gegensatze zum Ductus papillaris der reifen Niere.

Das embryonale Zelllager, das früher auch im mittleren Theile der Niere den Raum zwischen den Kanälen ausfüllte, ist hier verdrängt durch die inzwischen mächtig angeschwollene Masse der gewundenen Kanäle und umhüllt nur noch ganz spärlich die Sammelröhren.

Nichts deutet darauf hin, dass hier, ebenso wenig beim vorher betrachteten Embryo, eine nachträgliche Kanalbildung vom Ureterzweige aus erfolge, wie das Kölliker anzunehmen geneigt ist. Die zuerst gebildeten Sammelröhren verdanken ohne Zweifel einem Ausstülpungsprocesse vom Ureterzweige aus ihre Entstehung, aber dieser Process hört auf, sobald aus je einem Ureterzweige die erste Generation von Sammelröhren hervorgegangen ist. Aus ihren peripherischen Enden gehen, wie das später eingehender geschildert wird, secundäre Aeste hervor, aus denen bald neue entspringen, dadurch die baumförmige Figur des fertigen Ductus papillaris mit seinen Verzweigungen hervorbringend. Wenn also Kölliker[1]) angiebt: „einmal gebildet mehren sich die Harnkanälchen immer mehr, wahrscheinlich durch directe Bildung von den Nierenkelchen aus und dann durch Sprossenbildung von den vorhandenen Kanälchen“, so lässt sich aus den mir zu Gebote stehenden Präparaten

[1]) l. c. p. 73.

eine solche doppelte Entstehungsart nicht neben einander, sondern nur hinter einander constatiren. Damit soll nicht gesagt sein, dass alle primären Sammelröhren zu gleicher Zeit aus dem Ureterzweige entstehen, folglich zu jeder Zeit alle gleich weit in der Entwicklung fortgeschritten sein müssen. Ihre Entstehung hängt ohne Zweifel von der mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Ausbildung der Ureterverzweigungen ab; deren Sammelröhren bildende Thätigkeit hat aber z. B. beim 3,5 Cm. langen Schweineembryo vollständig aufgehört; von da an sind die Sammelröhren zwecks Vermehrung auf sich selbst angewiesen.

Gehe ich nun über zur peripherischen Endigung der Sammelröhren, so treten hier im Laufe der Entwicklung ganz characteristische Verschiedenheiten hervor, die, so viel Aehnlichkeit auch sonst die peripherischen Schichten der Niere im Ganzen von einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens an haben, doch sofort eine Diagnose auf das Alter des Embryo erlauben.

Hervorgehoben ist schon öfter die kolbenförmige Anschwellung des Sammelrohres an der Peripherie; diese ist stets vorhanden, gleichgültig, ob der Kanal eben aus der Ureterverzweigung hervorging, oder ob er nach Abgabe von verschiedenen Aesten die Peripherie der Niere erreicht. Die Grösse dieser Anschwellung ist aber verschieden. Sie wächst, allerdings nur unbedeutend, mit der Grössenzunahme der Niere und damit zugleich nimmt auch, nur viel stärker, das Lumen dieser Anschwellung zu. Vorhanden ist das Lumen immer, doch ist es zuerst klein, weil (beim Rindsembryo von 2,3 Cm.) sämmtliche Epithelien des Kanales, so auch die der Anschwellung mindestens 2schichtig sind. Später wird das Lumen grösser, der Canal des Sammelrohres verbreitert sich beträchtlicher, doch der am weitesten peripherisch gelegene Theil der Anschwellung trägt noch immer 2—3schichtiges Epithel, das ohne scharfe Grenze in das nunmehr einschichtige des Sammelrohres übergeht (Rindsembryo von 7 Cm.) Fig. 2 a. Später schwindet die doppelte Zellschicht auch an der Basis der ampullenförmigen Verbreiterung und macht einer einfachen Platz; diese Zellen sind aber meist immer etwas höher als diejenigen, welche die Seitenwand der Ampulle resp. die engere Parthie des Sammelrohres vor der Erweiterung auskleiden (Fig. 8). Wenn also Schweigger-Seidel[1]) angiebt, es handle sich bei den peripherischen Verbreiterungen der

[1]) l. c. p 57.

Sammelröhren nicht um eine Vergrösserung des Lumens, sondern um eine Verdickung des inneren Zelllagers, so hat dies höchstens Geltung für die zuerst entstandenen Sammelröhren, später ist immer das Lumen beträchtlich vergrössert. Die von ihm aufgestellte Ansicht, dass von der Zellanhäufung das Längenwachsthum der betreffenden Kanälchen abhänge, indem hier gewissermassen das Material zur Auskleidung derselben gebildet werde, ist ohne Zweifel für jüngere Embryonen die richtige. Mit dem Schwinden dieser Verbreiterungen hört das embryonale Wachsthum der Nieren auf; der Kanal zieht sich rasch in die Länge und zwar so rasch, dass man z. B. beim 7 Tage alten Hunde noch deutliche Verbreiterungen findet, beim 13 Tage alten nicht mehr.

Bevor ich nun auf die Gebilde übergehe, welche an die peripherischen Enden der Sammelröhren sich anschliessen, muss ich die Aufmerksamkeit mit einigen Worten auf das schon öfter erwähnte embryonale Zelllager lenken. Dasselbe umhüllt, wie bei der Beschreibung der kleinsten Embryonen hervorgehoben wurde, in gleicher Weise sowohl Ureterzweige als erste Anlagen der Sammelröhren und besteht aus theils rundlichen, theils länglichen Zellen mit grossem Kerne; zahlreiche Blutgefässe durchziehen dasselbe.

Je älter der Embryo wird, um so mehr zieht sich die embryonale Zellschicht auf den centralen, dem Hilus der Niere zunächst gelegenen, und den peripherischen Theil der Niere zurück und bildet hier eine Lage, aus der die sämmtlichen noch nicht gebildeten Theile der Niere hervorwachsen (Fig. 2). Unmittelbar unter der Kapsel gelegen überzieht es die ampullenförmigen Verbreiterungen der Sammelröhren und schickt von da aus mehr oder weniger weit nach dem Hilus der Niere zustrebende, im Mittel 0,05 Mm. lange Septa zwischen die Kanälchen hinein (Fig. 3^{a}s), dieselben dadurch ringsum gegenseitig abschliessend und besondere Fächer bildend, in denen die Ampulle steckt, wie z. B. das Capitulum radii in seiner nach unten sich trichterförmig verengenden Kapsel.

Diese Schicht embryonalen Gewebes ist schon von Schweigger-Seidel beschrieben und als Anhäufung von Bildungs-Material für den Aufbau der Nieren bezeichnet worden. Er lässt jedoch von der Peripherie einzelne Streifen von Bildungsmaterial bis zum inneren Rande des Parenchyms ziehen, wodurch die Niere schon früh in einzelne Renculi zerfiele, und glaubt, dass das Wachsthum

der Niere durch Neubildung erfolge an den vom Hilus abgewendeten Schichten der so hergestellten Renculi. In den mir vorliegenden Präparaten nun kommen derartige Streifen von Bildungsmaterial, die bis zum inneren Rande des Parenchyms zögen, nie zur Beobachtung; auch dann, wenn die Rinderniere nach Erreichung einer gewissen Grösse (Rindsembryo 18 Cm. lang) wirklich in einzelne Renculi zu zerfallen beginnt entsprechend der beginnenden Papillenbildung, ragt an der Trennungsstelle je 2er Renculi die embryonale Zellschicht nicht tiefer nach dem Hilus der Niere zu, als auf der Mitte der Abtheilung. Diese embryonale Zellschicht nun bleibt ebenso wie die Erweiterung der Sammelröhren so lange bestehen, als die Niere nach embryonalem Typus wächst; ihre Mächtigkeit nimmt mit der Zeit etwas, aber nicht viel, ab. Die Gruppirung der Zellen differirt nun ganz ungemein; diese Verschiedenheit ist aber nicht zufällig, sondern wird in jedem Falle bedingt durch entsprechende Entwicklungsstadien, die das peripherische Ende des Sammelrohres durchmacht. Dieses nämlich endet mit der Basis seiner Ampulle, von einer Tunica propria überzogen, blind unter der embryonalen Zellschicht. (Durch Umherrollen des isolirten Sammelrohres auf dem Objectträger lässt sich diese blinde Endigung leicht constatiren.) Der Uebergang der Basis der Ampulle in die Seitenwand ist nun entweder einfach abgerundet glatt, oder es gehen von der Uebergangsstelle der Seitenwand zur Basis Kanäle mit mehr oder weniger deutlichem Lumen oder auch des Lumens entbehrende Zellstränge ab, die sämmtlich die Richtung nach dem Hilus der Niere einschlagen. Glatte Abrundung, Abgang vom Zellstrang, Abgang vom Kanal finden sich an den meisten Ampullen zu gleicher Zeit, so dass ein isolirtes Sammelrohr das Aussehen einer hohlen, oben verbreiterten sogenannten Traueresche hat, von deren Spitze einzelne theils hohle, theils solide Zweige nach abwärts ragen, während ein grosser Theil des oberen Randes frei von abgehenden Zweigen bleibt.

Liegt nun das embryonale Zelllager dem Tubulus an der Stelle gegenüber, an der keine Kanäle abgehen, so kann die Gruppirung der Zellen einmal so sein, dass die dem Tubulus zunächst gelegenen, meist von rundlicher Gestalt dicht an einander gedrängt in einfacher Schicht gleichsam die Kapsel — das Bild von der Kapsel des Capitulum radii festgehalten — nach innen abschliessen (Fig. 3^{a}s). An diese dem Kanale resp. der Ampulle zunächst gelegenen Rundzellen schliessen sich mehr läng-

liche an, die in den Septis mit dem grössten Durchmesser meist radiär vom Hilus der Niere zur Peripherie gerichtet sind; sie bilden die Hauptmasse des Septum und schliessen sich peripherisch an ähnliche, aber weniger regelmässig gelagerte Zellen an (Fig. 3ª s). Durch diese Schicht verlaufen zahlreiche vom Innern der Niere nach der Peripherie aufsteigende Blutgefässe, die sich dort im Gewebe unter der Kapsel verbreiten. In anderen Fällen ist die Gruppirung der Zellen eine andere; statt einer einfachen Schicht Rundzellen, welche die Innenwand der Kapsel auskleiden, sieht man mehrere Schichten, die dicht an einander gelagert von der Parthie der Kapsel, welche der Basis der Ampulle gegenüber liegt, nach der einen Seitenwand der Kapsel sich herumziehen, von Farbstoffen stärker tingirt werden und sich deutlicher gegen die umliegenden Zellen als zu einander gehörende Gruppe abzugrenzen scheinen. In noch anderen Fällen ist die Zellanhäufung eine noch dichtere, der Contact der einzelnen Zellen mit einander wird ein so inniger, dass sie, während man sie bis dahin nur an Schnittpräparaten zur Beobachtung bekam, nun auch in Isolationspräparaten aus Osmium als zusammenhängende Zellballen findet, die einerseits mit der peripherischen Zellschicht, andererseits mit den embryonalen Zellen, die nach dem Hilus zu liegen, besonders fest in Verbindung bleiben.

Die Figur 3ᵇ bringt das Bild eines jener zahlreich im Isolationspräparate umherschwimmenden Zellballen, die keine blossen Kunstproducte sein können, weil ganz gleich geformte Zellgruppen auch im Schnittpräparate sichtbar sind, und nicht nur gleich geformte, sondern auch topographisch gleich gelagerte, besonders mit den peripherischen Zellen in gleich breiter Verbindung stehende (Fig. III B.). Noch ist keine Spur einer Differenzirung in diesem Zellhaufen vorhanden, und doch liegt in ihm das Material zu dem ganzen Harnkanalsystem, das sich an das Sammelrohr anschliesst, sowie zum Malpighischen Körperchen verborgen. Um sich nun zu diesen verschiedenen Gebilden umzugestalten, muss er sich erst in Zusammenhang mit dem Sammelrohr setzen, das durch eine Tunica propria abgeschlossen ihm mit seiner Ampulle gegenüber liegt.

Um diesen Uebergang, die Art und Weise der Vereinigung zu sehen, bedarf es einer ganz besonders glücklichen Schnittführung. Bedenkt man, dass die ganze Entwicklung der Niere, soweit sie auf Neubildung beruht, in dem verhältnissmässig schmalen peri-

pherischen Saume, der embryonale Zellen enthält, vor sich geht, dass hier sehr viele verschiedene Entwicklungsstadien vertreten sind, ferner, dass die Zeit, innerhalb welcher die Anlagerung und Verschmelzung der Ampulle mit dem Zellenhaufen vor sich geht, ohne Zweifel nur eine kurze ist, endlich dass diese Vereinigung rings an der Peripherie der Ampulle stattfinden kann und nur einen beschränkten Raum erfordert, so ist es erklärlich, dass man nur selten ein Präparat, wie das in Fig. 3ª gezeichnete, bekommt. Hier fehlt der einen Seitenwand der Ampulle die Tunica propria, sie ist ohne Zweifel eingeschmolzen und die Zellen des Sammelrohres gehen ohne Grenze in Zellen des embryonalen Zellballens über bei B. Damit ist die Vereinigung des Sammelrohres mit dem Zellballen bewerkstelligt. Die hier bestehende relativ breite Verbindungsbrücke zwischen beiden verschmälert sich nun bald, sie rückt dabei weiter nach der Uebergangsstelle von der Seitenwand der Ampulle zur Basis derselben, während der Zellballen sich inzwischen von den ihn umgebenden Zellen abzulösen sucht. Zuerst geschieht dies an seiner vom Sammelrohre abgewendeten Seite, dann an seiner oberen der Peripherie der Niere zugekehrten Seite durch Bildung einer Tunica propria, die jedoch eine Stelle seiner oberen Seite freilässt, welche somit im Zusammenhange mit den peripherischen Zellen bleibt. Nach dem Hilus der Niere zu bleibt ebenfalls der Zellenballen in genauem Contacte mit den dort liegenden Zellen; hier haben seine im Uebrigen rundlichen Zellen eine etwas mehr längliche Form und schliessen sich, einen mehr oder weniger weit herabragenden Zapfen bildend, an ähnlich geformte dort liegende embryonale Zellen an. Jetzt beginnt auch die erste Spur einer Differenzirung in seinem Inneren in Gestalt eines kleinen länglichen Hohlraumes, über dessen Entstehung Genaueres nicht zu eruiren war.

Fig. 4. giebt eine Anschauung von dem Aussehen des Zellenballens zu dieser Zeit. Diese selbstständig im Inneren des Zellenballens entstandene Höhle setzt sich nun binnen Kurzem in Zusammenhang mit dem Lumen des Sammelrohres, wenn auch anfangs nur mittelst einer feinen Spalte (Fig. 5 h.). Zugleich machen sich auch Veränderungen am Zellenballen bemerkbar, die zu der Blutgefässbildung in Beziehung stehen. Dort nämlich, wo derselbe mit den peripherisch gelegenen Zellen im Zusammenhange blieb, sinkt er, scheinbar wenigstens, an einer circumscripten Stelle ein, so dass er auf dem optischen Längsschnitte wie eingekerbt erscheint

(Fig. 5 g.), und in diese Kerbe sieht man deutlich faseriges Blutkörperchen einschliessendes Gewebe eintreten, und dahinein dringt auch von der Aorta aus injicirte Masse. Da nun die Gefässe als solche mit Sicherheit erst jetzt zu erkennen sind, die Niere aber zum Studium der Gefässentwicklung, auf die es hier ja ankommt, sich nicht eignet, so kann die Frage, ob eventuell Gefässanlagen gleich von Anfang an im Zellballen enthalten waren, die sich erst später deutlich mit Blut füllten, nicht entschieden werden. Ganz unwahrscheinlich ist dies immerhin nicht, da der Zellballen ja stets mit den peripherisch gelegenen Zellen in Verbindung blieb; in diesen verlaufen aber zahlreiche Blutgefässe; von ihnen ausgehende zarte Sprossen könnten gleich von Anfang an im Zellballen gelegen sein und sich in derselben Zeit zu deutlichen Gefässen umwandeln, innerhalb welcher der Zellballen sich soweit entwickelt, wie er auf Fig. 5. gezeichnet ist, ein Vorgang, über dessen Zeitdauer ja auch nur eine ungenaue Vorstellung möglich ist. Doch, wie gesagt, mit Sicherheit lässt sich die Sache nicht entscheiden. Es muss also die oben gemachte Angabe, dass aus einem soliden Zellenballen das ganze Harnkanalsystem excl. das Sammelrohr und ferner das Malpighische Körperchen entstehe, dahin modificirt werden, dass ein Theil des letzteren, der Glomerulus vielleicht durch secundäres Hineinwachsen von Gefässen in den Zellballen entsteht.

Kolberg hat, wie oben erwähnt, Gebilde, wie sie in Fig. 5. dargestellt sind, vielleicht etwas weiter entwickelt und nach ihm anfangs ohne Blutgefässe, mit dem Namen Pseudoglomeruli bezeichnet. Da eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Glomerulus da ist und der Name nun einmal existirt, so mag er auch hier für die Anlage von Malpighischem Körper und Harnkanal bis zum Sammelrohr hin beibehalten werden.

Dieser Pseudoglomerulus verdrängt nun grösser werdend nach und nach das embryonale Gewebe, in das er eingebettet war. Während das Kanalstück, an dem er hängt, zum Theil dadurch, dass das Sammelrohr weiter nach der Peripherie zu wächst, sich langsam verlängert (Fig. 5—7) gehen im Innern des Pseudoglomerulus weitere Veränderungen vor sich.

Die Gefässspalte und die mit dem Lumen des Sammelrohres in Verbindung stehende Höhlung im Innern des Pseudoglomerulus drängen beide vorwärts. Letztere, sich verschmälernd, höhlt vordringend den hilus- resp. centralwärts vom Gefässeintritte liegenden Theil des Pseudoglomerulus immer mehr aus (Fig. 5—8 h.),

so dass nach und nach ein schmaler gewundener Kanal entsteht, der vom Sammelrohre an den Pseudoglomerulus bis zu der unterhalb der Gefässspalte gelegenen Parthie durchsetzt (Fig. 7. und 8 he=Ende des Kanales). Dadurch nun, dass auch die Gefässspalte tiefer eindringt, wird die Krümmung des Kanales eine noch grössere, so dass bei Einstellung im optischen Längsschnitte Gebilde entstehen, die „dem mehrmals aufgerollten Ende eines Sammelrohres" (Kolberg) Fig. 5 u. 6) entfernt ähnlich sehen. Diese Figuren zeigen das Lumen des Kanales in Form einer feinen Linie, die sich in den Kanal fortsetzt, der das Sammelrohr mit dem Pseudoglomerulus verbindet. Unterhalb M Fig. 7. u. 8., d. h. an dem am weitesten vom Sammelrohre entfernten Theile des Kanales, bleibt bei höherer resp. tieferer Einstellung diese Linie immer scharf begrenzt vorhanden, rückt aber dabei etwas dem Centrum des Pseudoglomerulus näher; bei noch höherer resp. tieferer Einstellung verschwindet sie und es wird die den Pseudoglomerulus deckende Zellschicht sichtbar[1]).

Die oberhalb M, d. h. nach der Peripherie der Niere zu den Kanal andeutende Linie schwindet sofort bei veränderter Einstellung. Dies beweist, dass der Kanal hier ein kreisförmiges Lumen hat, unterhalb M muss er dagegen eine gewisse Ausdehnung in vertikaler, zur Fläche des Objectträgers senkrechter Richtung haben, sonst müsste sie bei tieferer resp. höherer Einstellung verschwinden. Die Spalte, wie man diesen Theil des Kanales nennen kann, ist zugleich nach dem Centrum des Pseudoglomerulus zu concav, analog der Gelenkspalte in einem Kugelgelenke, sonst würde die den Spalt andeutende Linie sich nicht bei höherer oder tieferer Einstellung dem Centrum des Pseudoglomerulus etwas nähern.

Dasselbe Verhalten, wie dieser spaltförmige Kanal, bieten im Allgemeinen die Getässe; auch sie verschwinden nicht sogleich bei veränderter Einstellung, haben also eine gewisse Ausdehnung in senkrecht zur Oberfläche des Objectträgers gedachter Richtung; die Ausdehnung derselben in beiden anderen noch möglichen Richtungen ist auf Fig. 7 und 8 sichtbar. Darnach haben sie die Form einer ziemlich dünnen Platte, die in den Pseudoglomerulus immer tiefer und tiefer eindringt. Während dies im Innern des

[1]) Obwohl sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitte gezeichnet sind, ausgenommen Fig. 7, so ist doch die den Pseudoglomerulus von oben deckende Zellschicht stets mit eingezeichnet wegen der an ihr hervortretenden Veränderungen.

Pseudoglomerulus vor sich geht, beginnen auch Veränderungen an seiner Oberfläche sich geltend zu machen.

Auf Fig. 5 sieht man noch die den Pseudoglomerulus bedeckende Zellschicht continuirlich übergehen auf das Epithel des Kanales, der den Pseudoglomerulus mit dem Sammelrohre verbindet. Die Zellschicht resp. die auf ihr liegende Tunica propria ist nur auf 2 Stellen unterbrochen, nämlich bei c und dann oberhalb l, dort wo die Gefässe eintreten. Auf Figur 6, ein weiteres Entwicklungsstadium darstellend, zeigt sich nun von dieser Gefässeintrittsstelle eine scharfe Linie (t) hinübergespannt zu dem austretenden Kanale, auf dessen Vorderfläche sie sich verliert; entsprechend setzt sie sich auch auf die hintere Fläche des abgehenden Rohres fort. Sie bildet den Beginn einer Grenze zwischen den Zellen, welche den Pseudoglomerulus überziehen und den Epithelzellen des austretenden Rohres. Ihre Entstehung verdankt sie vielleicht der Differenz im Durchmesser des immer stärker anschwellenden Pseudoglomerulus und des austretenden Rohres; dem entsprechend erscheint ihr Anfang an der Gefässlücke auch schon bei höherer Einstellung als ihr Ende an der Vorderfläche des austretenden Rohres. Bald setzt sich diese Trennungslinie von Pseudoglomerulus- und Kanalepithel weiter fort (Fig. 7 t), präsentirt sich bei höherer Einstellung in einer grösseren Länge, um ganz am Rande des Kanales (Fig. 7) zu enden. Da diese Trennungslinie nun von der auf einer Seite vom austretenden Kanale begrenzten Gefässlücke ausgeht, sich beiderseits vorne und hinten um den Kanal herumzieht, der bei tieferer oder höherer Einstellung sichtbar wird, so folgt, dass sie den Rand einer Oeffnung repräsentirt, die sich von der Gefässlücke aus vorn und hinten um den Kanal herum erstreckt. Diese Oeffnung vergrössert sich nun immer mehr, so dass bald ein Theil des Kanales, der in Figur 7 noch im Pseudoglomerulus gelegen ist (M), in einem späteren Stadium schon ausserhalb desselben resp. oberhalb der Trennungslinie liegt, da er inzwischen durch die weiterdringende Gefässspalte mehr nach der Peripherie der Niere zu getrieben wurde (Fig. 8 Tc). Niemals ist jedoch der Rand der Oeffnung rings herum ein freier, sondern stets geht auf einer Stelle (Fig. 7 u. 8 v.) das Epithel des Pseudoglomerulus direct über in das des abgehenden Kanales, ebenso selbstverständlich die Tunica propria. Es gleicht also ein in Fig. 8 dargestellter Pseudoglomerulus mit dem von ihm abgehenden Kanale einem tief ausgehöhlten Löffel, dessen Stiel im Anfange (bei v beginnend)

tief in die Concavität desselben hineingedrückt ist. Dass er die Concavität nicht unmittelbar berührt, daran sind die in derselben flächenhaft ausgebreiteten Gefässe schuld, die bei g zwischen Löffelspitze und Vorderfläche des Stiels eintreten. Beide — Löffel und Stiel — sind aus demselben rundlichen Zellhaufen hervorgegangen, der erst durch die Gefässe und die nach und nach hervortretende Trennungslinie des Epithels vom Pseudoglomerulus und abgehenden Kanal (t) in eine halbkugelige Schaale und einen zweiten zum eingeknickten Stiele sich umwandelnden Theil geschieden wurde, die nur an einer Stelle mit einander in Verbindung stehen (Fig. 7 und 8 v). Löffel und Stiel sind aber beide nicht massiv, sondern hohl. Die Höhlung im Stiele ist rundlich, wie der Stiel resp. das Harnrohr selbst; sie ist spaltförmig platt im Löffel, entsprechend der Form desselben, verschwindet desshalb nicht, wie oben angegeben, bei verschiedener Einstellung.

Wenn nun die Gefässe in dem Cavum des Löffels immer stärker wuchern, immer mehr eine rundliche Form annehmen, so muss der in den Löffel eingeknickte Stiel weichen. Dies geschieht, indem er die früher hergestellte Oeffnung benutzt. Diese, bis dahin durch den Kanal zum grössten Theile geschlossen, würde nun weit klaffen, wenn nicht von beiden Seiten die oberen Ränder der Seitenwände des Löffels (Fig. 7 und 8 t) sich aneinander legten und so die Lücke schlössen. Nur die Stelle des Gefässeintrittes an der Spitze des Löffels (Fig. 8 g) bleibt ungeschlossen, die Gefässe haben also jetzt ihren definitiven Platz diametral gegenüber dem Abgange des durch den Löffelstiel repräsentirten Harnkanales eingenommen. Wenn nun die Seitenränder des Löffels sich nach und nach an einander legen und ihn zur Kugel schliessen, so vergrössert sich auch entsprechend die spaltförmige Höhlung im Löffel; wenn die Kugel fertig ist, dann geht auch die Spalte ringsum, so dass jetzt eine solide Kugel in 2 Hohlkugeln steckt. Die solide Kugel ist der Glomerulus; ihn bedeckt eine aus Epithelzellen bestehende Lamelle (innere Lamelle des Löffels); diese Epithelzellen, anfangs cubisch (Fig. 9 ge), flachen sich nach und nach ab, um zu den späteren viel bestrittenen Glomerulusepithelien zu werden. Die äussere Lamelle wird zum Epithel der Bowmanschen Kapsel, beide Epithelplatten, zuerst dicht an einander liegend, werden bald durch eine breitere Spalte (Fig. 10) getrennt, wie das schon Schweigger-Seidel sehr getreu dargestellt (seine Taf. III, Fig. D). Während sich so nach und nach der Glomerulus sammt

seiner Kapsel definitiv bildet und eine beträchtliche Grösse erreicht, zieht auch der von ihr abgehende Kanal sich immer mehr in die Länge, wobei zugleich das Lumen desselben bedeutend sich vergrössert (Fig. 9). Die einzelnen Abschnitte desselben, obwohl histologisch ganz gleich d. h. überall mit Cylinderepithel ausgekleidet und von einer Tunica propria bedeckt, lassen doch schon sehr früh ihre spätere Bestimmung erkennen und zwar dadurch, dass der mittlere Theil dieses Kanales, die Henle'sche Schleife, schon von Anfang an die schleifenförmige Form hat. Der früher als eingeknickter Theil des Stieles bezeichnete Kanalabschnitt (Fig. 7 und 8 H) stellt die Anlage der Henle'schen Schleife dar; der nach dem Sammelrohre zu gelegene Kanaltheil repräsentirt demzufolge das Schaltstück sammt dem Verbindungskanale (Fig. 8 und 9 V). Dieses wächst relativ am raschesten; schon hat es eine beträchtliche Länge erreicht (Fig. 8), bevor das eingeknickte Kanalstück sich von der Anlage des Glomerulus ablöst und mit seinem convexen Theile nach abwärts strebend sich zur Henle'schen Schleife ausbildet. Noch später beginnt der Tubulus contortus, der dann, wenn die Anlage der Henle'schen Schleife sich vom Glomerulus trennt, nur durch ein ganz kurzes Kanalstück repräsentirt wird, sich zu verlängern und zu winden (Fig. 8 und 9 Tc). Bevor jedoch irgend eine Andeutung von verschiedenem Durchmesser des Kanals resp. eine Veränderung des Epithels sich zeigt, muss derselbe eine beträchtliche Länge erreicht haben. Kanäle von 0,6—1,0 Mm. Länge lassen noch keine Differenzen erkennen. Erst später, wenn die Henle'sche Schleife tiefer nach dem Hilus der Niere zudrängt, flacht sich mit der Verschmälerung des Kanales das Epithel ab und nimmt seine ihm eigenthümliche Gestalt an; ebenso langsam verändert sich das Epithel der Tubuli contorti. So ist also in der beschriebenen Weise aus dem Pseudoglomerulus Verbindungskanal, Schaltstück, Henle'sche Schleife Tubulus contortus und Malpighisches Körperchen geworden. —

Dieser Vorgang wiederholt sich, so lange die Niere nach embryonalem Typus wächst, in gleicher Weise, indem die ampullenförmige Erweiterung der Sammelröhren bei ihrem Weiterwachsen nach der Peripherie immer neuen Zellenballen zur Anlagerung dient, die aus der Differenzirung des fortwährend sich regenerirenden embryonalen Zelllagers hervorgehen. Mit der Anlagerung eines solchen Zellenballens ist stets eine Theilung des Sammelrohres verbunden; indem die Basis der Ampulle etwas einsinkt (Fig. 7), wachsen die mit

den mehr oder weniger entwickelten Pseudoglomerulis verbundenen seitlichen Partien der Ampulle weiter, wiederum unter Verbreiterung zur Ampulle, die neuen Zellballen zur Anlagerung dient. Die aus diesen hervorgehenden Gebilde differiren nun im Laufe der Nieren-Entwicklung etwas hinsichtlich der Grösse, zu der sie sich entwickeln. Die zuerst gebildeten, dem Hilus der Niere zunächst gelegenen Malpighischen Körperchen erreichen, wie schon Schweigger-Seidel hervorhebt, eine ganz excessive Grösse, ebenso die Tubuli. Beim 7 Cm. langen Rindsembryo erreichen erstere die Grösse von 0,2 Mm. Die Tubuli contorti in ihrer Umgebung sind zum Theil 0,07 Mm. dick, die peripherisch gelegenen eben entstandenen Malpighischen Körperchen sind bei demselben Embryo, auch wenn sie als ringsumschlossene Körperchen alle Charactere eines ausgebildeten Malpighischen Körperchens (Fig. 9) besitzen, kaum halb so gross, ebenso die dort gelegenen Tubuli. Diese zuerst gebildeten grossen Malpighischen Körperchen und Tubuli contorti schwinden noch im Laufe der embryonalen Entwicklung, wenigstens beim Rinde; beim 15 Cm. langen Rindsembryo sieht man sie noch, beim 30 Cm. langen sind sämmtliche Malpighischen Körper und Tubuli contorti fast gleich gross; die peripherisch gelegenen eben gebildeten sind natürlich kleiner. Die übrigen haben jetzt die Grösse, wie sie beim neugeborenen Thiere gefunden wird. Es ist also eine Eigenthümlichkeit der frühesten Embryonalperiode, besonders grosse Malpighische Körperchen und Tubuli zu produciren, die später sich wieder verkleinern, die Tubuli ohne Zweifel durch Ausdehnung in die Länge. Wie aber die Verkleinerung einer Bowmann'schen Kapsel zu Stande kommt, muss zunächst dahin gestellt bleiben. Die später gebildeten Malpighischen Körper und Tubuli werden nie grösser als sie beim neugeborenen Thiere sind. Da sie diese Grösse aber schon ziemlich bald erreichen, so folgt, dass sie, je früher sie gebildet sind, um so längere Zeit auf derselben Grössenstufe stehen bleiben. Beim Rinde sind sie bei der Geburt sämmtlich gleich gross, schwanken wenigstens nicht stärker in ihrer Grösse, als beim erwachsenen.

Die hier gegebene Schilderung der Entwicklung der Malpighischen Körperchen und Harnkanälchen vom Sammelrohre an stimmt mit keiner der von früheren Untersuchern gegebenen in allen Punkten überein. Ohne auf die Angaben der ältesten Forscher näher einzugehen, die z. Th. den ihnen schon auffallenden rundlichen Zellenballen mit der Anlage des Pseudoglomerulus ver-

wechseln (Rathke) oder ihre von Rathke ganz richtig angegebene frühe Entstehung läugnend, sie viel zu spät sich entwickeln lassen, (Valentin) will ich nur auf die Wiederlegung der betreffenden entgegenstehenden Angaben von Remak an eingehen. Die von ihm angegebene unabhängig von den Epithelialröhrchen zu Stande kommende Ausbildung der Gefässknäuel existirt auf keinen Fall, ebenso wenig eine Einstülpung des blinden Endes vom Harnkanal durch den fertigen Gefässknäuel. Remak hat ohne Zweifel nur Schnittpräparate benutzt, bei denen man allerdings bei der complicirten Gestalt der Pseudoglomeruli, die in allen möglichen Richtungen getroffen werden, nur zu leicht Täuschungen unterliegen kann. Dasselbe gilt für die Angaben von Seng[1]), der in neuester Zeit den Vorgang der Einstülpung durch sehr zierliche Zeichnungen zu demonstriren gesucht hat; selbst beim Neugeborenen überzieht noch die eingestülpte Tunica propria den Glomerulus recht deutlich. Characteristisch ist übrigens, nebenbei bemerkt, für die Auffassung dieses Forschers von der Entwicklung der Malpighischen Körper, dass er zwecks Demonstration derselben Bilder aus früher Embryonalperiode und vom Neugeborenen beizubringen für nöthig hält; als ob das Malpighische Körperchen, das, wie oben erwähnt, beim $3^1/_2$ Cm. langen Schweinsembryo schon vollständig entwickelt sein kann, fast eines ganzen embryonalen Lebens zur Ausbildung bedürfe, während es doch z. B. beim Hunde innerhalb 10—12 Tage sich entwickelt. Gegen Kölliker's Ansicht, dass die Glomeruli in den verdickten kolbigen Enden der Harngefässe entstehen, spricht am schlagendsten der Umstand, dass in einer späteren Periode des Embryonal-Lebens, in der doch noch Glomeruli genug entstehen, gar keine verdickten Harnkanalenden mehr vorkommen, sondern nur noch ampullenförmige Erweiterungen mit gleichzeitiger Vergrösserung des Lumens. Bei jungen Embryonen, deren Sammelröhren, wie oben erwähnt, an der Basis ihrer Ampulle ein mehrschichtiges Epithel besitzen, liegt der Gedanke, dass hier der Glomerulus gebildet werde, nicht so ganz ferne. Abgesehen aber davon, dass eine zweifache Art der Gefässbildung je nach dem Alter der Thiere anzunehmen doch etwas gewagt erscheinen möchte, existiren hier ja schon ebenso deutlich circumscripte Zellenballen resp. Pseudoglomeruli als später.

---

[1]) Sitzungsberichte der math. nat. Classe der K. Ak. d. W. Wien 1871. p. 354.

Schweigger-Seidel[1]) beschreibt als Anlagen der Glomeruli rundliche Zellenhaufen, die der Peripherie der Niere ziemlich nahe liegen, und erwähnt an einer anderen Stelle[2]), dass Gefässknäuel und Kapsel aus einer gemeinschaftlichen Anlage entstehen, ohne jedoch irgendwie genauer auf die Entwicklung einzugehen. So viel lässt sich aber schon aus diesen Angaben entnehmen, dass er Remak's Ansicht, der zu Folge die Kapsel vom eingestülpten Harnkanale gebildet wird, nicht beitritt. Wie übrigens die Glomeruli resp. die Anlagen derselben mit dem Harnkanälchen in Verbindung treten, darüber spricht sich der Autor überhaupt nicht aus, ebenso wenig über die Genese der gewundenen und schleifenförmigen Kanälchen, die nach ihm „ursprünglich durch kurze schmalere Zellstränge" repräsentirt werden; ob diese isolirt sich bilden oder vom Sammelrohre etwa ausgehen, wie alle Forscher vor ihm annehmen, lässt er unerörtert. Die von ihm gegebene Schilderung der peripherischen Schicht der Niere von einer neugeborenen Katze ist ziemlich unvollständig, da das Präparat, das ihr zu Grunde liegt, durch die Salzsäure augenscheinlich stark angegriffen ist (seine Taf. III. Figur D).

Es kommen in der peripherischen Schicht der Niere bei der neugeborenen Katze sämmtliche Entwicklungsstadien des Pseudoglomerulus, wie sie in Fig. 3—9 gezeichnet sind, vor. Beim 14 Tage alten Thiere sind sämmtliche Malpighischen Körperchen definitiv fertig, wonach man ungefähr die Zeit berechnen kann, die ein Pseudoglomerulus bei diesem Thiere, ebenso beim Hunde braucht, um seine Metamorphose durchzumachen.

Die Angaben des neuesten Autors über diesen Gegenstand, A. Thayssen's, differiren ebenfalls in manchen Punkten mit der vorliegenden Beschreibung.

Zunächst lässt derselbe neben den Sammelröhren auch noch die Schaltstücke durch hohlsprossenartige Ausstülpungen vom Uretersysteme aus entstehen. So bereitwillig ich dies für die erste Generation der Sammelröhren als richtig anerkenne, so bestimmt muss ich mich gegen das letztere aussprechen. Das Sammelrohr endet blind an der Peripherie der Niere; erst nachdem sich der solide Zellenballen mit ihm in Verbindung gesetzt hat, entsteht durch Zusammenfluss der im Zellenballen sich bildenden Höhle mit

---

[1]) l. c. p. 55.
[2]) l. c. p. 78.

dem Lumen des Sammelrohres ein Kanal, der seiner Lage nach als Schaltstück aufzufassen ist. Wie viel Material zu seinem Aufbau das Sammelrohrepithel liefert, wie viel der Zellballen, ist nicht zu sagen; fest steht nur, dass vor Anlagerung des Zellballens ein Schaltstück nicht entstehen kann. Ein Einfluss der epithelialen Elemente des Sammelrohrs auf die Bildung des Schaltstücks, vielleicht auch des übrigen Kanalsystems ist damit durchaus nicht ausgeschlossen. Das sub 3 vom Verfasser angegebene Untersuchungsresultat ist mir leider nicht ganz klar geworden. Es heisst dort: „Nachdem sich in dem die Anlage des Malpighischen Körperchens zugleich mit dem zugehörenden gewundenen Kanälchen und der Henle'schen Schleife enthaltenden soliden Zellenballen die primäre solide Anlage des Malpighischen Körperchens von der des Kanälchens abgelöst hat, geht der Glomerulus mit der Ampulle zusammen aus jener hervor, indem bei ihrem Weiterwachsen durch Spaltbildung die Amuplle vom Glomerulus sich abhebt." Aus dieser Schilderung scheint hervorzugehen, dass Verfasser sich den Theil des primären soliden Zellballens, der nach Trennung vom Kanale nachbleibt, als rundlichen (?), dem späteren Malpighischen Körper ähnlich gestalteten (?), nur durch und durch soliden Körper denkt, der dann durch Spaltbildung zur Ampulle und zum Glomerulus sich differenzirt. Ist diese Auslegung die richtige, so differirt sie stark mit meiner Darstellung, da ich, wie oben erörtert, nach Austritt des Kanales aus dem anfangs soliden Zellenballen nur ein halbkugeliges ausgehöhltes, an einer Stelle mit dem Kanale in Verbindung bleibendes Gebilde finde, das die Gefässe zuerst flächenhaft in seiner Concavität ausgebreitet hat. Die Spalte, die dort nach Ablösung der Kanalanlage secundär entstehen soll, kommt nach meinen Untersuchungen einfach dadurch zu Stande, dass das Lumen des Kanales sich in den verbreiterten löffelförmigen Endtheil desselben fortsetzt, das sich später zur Hohlkugel schliesst.

Nachdem die Entwicklung der einzelnen die Niere aufbauenden Elemente bis zu der Zeit, in der sie ihre definitive Form erlangt haben, verfolgt ist, muss zunächst die Differenzirung des Markes und der Papille berücksichtigt werden.

Von den neueren Autoren hat sich Schweigger-Seidel eingehender darüber ausgesprochen. Er lässt die Pyramiden, wie oben erwähnt, entstehen durch Streckung der Sammelröhren und der zwischen ihnen liegenden Schleifen in das Nierenbecken hinein,

da er eine Neubildung von Harnröhrchen innerhalb der Pyramide beim Wachsthum derselben nicht finden konnte. „Wenn nun aber die Rindensubstanz nach aussen und die Marksubstanz sich nach innen zu dehnt, — so schliesst er — muss es eine Stelle des Parenchyms geben, welche, obgleich nur annähernd, einen fixen Punkt zwischen diesen beiden Richtungen darstellt.“ Diese ruhende Schicht findet er dort, wo die zuerst gebildeten Glomeruli liegen, also am inneren dem Nierenbecken anstossenden Rande des Parenchyms, welche Stelle späterhin der Grenze zwischen Rinde und Mark entspricht. Diese Schilderung ist ohne Zweifel richtig, besonders im Hinblick auf die Lage der grossen Gefässe, die, wie Schweigger-Seidel an einer anderen Stelle hervorhebt, beim Embryo, so lange er keine Marksubstanz besitzt, stets unmittelbar dem Hilus zunächst liegen, und später ja zwischen Rinde und Mark. Es möchte aber nicht ganz überflüssig sein, auf die complicirten Vorgänge bei dem „Abheben“ des Markes von der Rindensubstanz hinzuweisen. Die Niere eines 7 Cm. langen Rindsembryo enthält erst 4 Generationen von Sammelröhren (Figur 2); der ganze Raum zwischen ihnen ist von Kanälen, Glomerulis etc. ausgefüllt; die spätere Pyramide zeigt aber noch weit mehr Generationen von Sammelröhren, folglich müssen auch die feinsten Endverzweigungen der Sammelröhren, die ganz an der Peripherie der embryonalen Niere liegen, noch innerhalb der ausgebildeten Pyramide ihren Platz finden.

Sie müssen sich durch die Masse der Rindensubstanz nach und nach hindurchschieben, um so zur Pyramide sich umzugestalten. Ein solches Hindurchschieben hat aber seine Schwierigkeiten, da ja das Büschel von Sammelröhren nach der Peripherie zu durch die continuirlichen Theilungen der Röhre sich immer mehr verbreiternd einen mit der Spitze nach dem Hilus, mit der Basis nach der Peripherie zu gerichteten Kegel darstellt (Fig. 2 S). Zur Erleichterung dieses Durchschiebens trägt die Verkleinerung der zuerst gebildeten Malpighischen Körperchen und Tubuli ohne Zweifel bei; ob ein causaler Zusammenhang zwischen beiden Processen existirt, muss dahin gestellt bleiben.

Deutlich abgesetzt erscheint das Mark von der Rinde in der Niere eines 13 Cm. langen Rindsembryo. Hand in Hand damit geht die Bildung einzelner Renculi resp. der Einschnitte an der Oberfläche der Niere und die Erweiterung des Ureterzweiges zum Nierenkelche, wobei sich das bis dahin einschichtige Epithel zu

einem 2schichtigen umwandelt. Die relativ späte Markbildung ist desshalb einigermassen auffallend, weil sich ja, wie oben erwähnt, gleich an den ersten aus dem Ureterzweige hervorgehenden Kanale ein Pseudoglomerulus anhängt, aus dem alsbald die Henle'sche Schleife hervorgeht. Da der erste Pseudoglomerulus nun dem Hilus der Niere ganz nahe liegt, die Henle'sche Schleife also nur einen sehr kurzen Weg zu machen nöthig hätte, so müsste auch bei geringer Länge derselben das Mark alsbald fertig sein. Weil nun die relative späte Ausbildung der Henle'schen Schleife gegenüber der des Schaltstückes nicht allein Grund dieser Verzögerung sein kann, so muss für eine frühe Embryonalperiode eine ganz besonders langsame Ausbildung der Henle'schen Schleife angenommen werden; sie muss so viel Zeit in Anspruch nehmen, als ein 3—4 Cm. langer Embryo braucht, um 12 Cm. lang zu werden.

Wenn nun nach und nach die Papille sich immer deutlicher abhebt und tiefer ins Nierenbecken hineinragt, so mehren sich auch die an der Spitze der Papille befindlichen Foramina papillaria. Man kann auf Querschnitten durch die Niere resp. Längsschnitten durch die Marksubstanz diese Zunahme leicht constatiren und damit die Zahl der Sammelröhren, die bei jüngeren des Markes entbehrenden Embryonen in je einen Ureterzweig resp. Nierenkelch einmünden, vergleichen.

Beim 7 Cm. langen Rindsembryo münden in einer Ebene gelegen 2 primäre Sammelrohre ein (Fig. 2 S); beim 13 Cm. langen münden je 3—4, bei 30 Cm. langen 5—6 auf der stumpf kegelförmigen Papille ein; sie mehren sich bis zur Geburt hin immer mehr. Dies ist in sofern sehr auffallend, als ja, wie oben erörtert, eine nachträgliche Entstehung von Sammelröhren vom Ureter aus nicht stattfindet und die Zahl der primär aus je einem Ureterzweige hervorgehenden doch immerhin ebenso wie die Zahl der Ureterzweige selbst eine beschränkte ist. Da nun sämmtliche folgende Generationen von Sammelröhren aus den primär gebildeten ihren Ursprung nehmen, so dürften sie auch nur mittelst weniger Aeste mit den Nierenkelchen communiciren. Dies ist nun aber nicht der Fall.

Es kann diese Zunahme der Foramina papillaria nur dadurch erklärt werden, dass die zuerst gebildeten Sammelröhren mit in den Nierenkelch hineingezogen werden, vielleicht bis zu ihrer 2.—3. Theilung hin (Figur 2 $r^1 r^2 r^3$), wodurch eine genügende Menge Einzelöffnungen geschaffen wird, die dann als Foramina papillaria

in das Nierenbecken sich öffnen. Das Nierenbecken wird sich also vergrössern auf Kosten der zuerst gebildeten Sammelröhren. Dies setzt zumindesten eine Dislocation, wenn nicht selbst eine Resorption der dieselben zusammensetzenden Elemente sammt dem zwischen den Kanälen gelegenen Gewebe voraus. Dies Gewebe ist nun immer embryonales Zellgewebe, das in einer früheren Embryonalperiode den Raum zwischen den zuerst gebildeten Sammelröhren ausfüllt und sich peripherisch an die gewundenen Kanälchen anschliesst. Durch das Vorwachsen der Sammelröhren zwecks Bildung des Markes werden letztere aus der Resorptionssphäre herausgedrängt.

Bei der rasch auf einanderfolgenden Theilung der zuerst gebildeten Sammelröhren braucht übrigens nur ein kurzes centrales Stück derselben eingeschmolzen zu werden, um zahlreiche Oeffnungen auf der Spitze der Papille zu schaffen; die in das Mark nachrückenden Henle'schen Schleifen und Gefässe kommen nicht in Gefahr. Mit dem Vorwachsen des Markes geht also ein Schwinden an seiner Spitze Hand in Hand. Der Beweis für die Existenz dieses sonst ganz unmerklichen Processes ist gerade beim Rinde leicht zu führen. Die Papille hat beim 30 Cm. langen Embryo eine stumpf-kegelförmige Gestalt; im ferneren Verlaufe der Entwicklung bildet sich auf der Spitze des Kegels eine nabelartige Einziehung, aus der einzelne, dünnen gestielten Polypen ähnliche solide Körper hervorragen; in den auf diese Weise hergestellten Trichter münden die ductus papillares ein. Mit der Zeit vertieft sich der Trichter immer mehr und in den meisten Fällen gehen auch die aus demselben hervorragenden Gebilde zu Grunde, ein sicherer Beweis, dass hier Substanz wirklich verloren gehen kann und die Einziehung nicht etwa allein durch rascheres Hervorwachsen der ringsum die Einziehung gelegenen Parthien der Marksubstanz zu Stande kommt. Ein weiterer Beweis für Dislocation resp. Schwund der Gewebe bei der Nierenentwicklung wird von Thieren geliefert, die eine gemeinsame Nieren-Papille resp. Kelch haben. Bei Katzen, Hunden etc. fährt der Ureter in derselben Weise wie beim Rinde in einzelne dünne Zweige auseinander; alles zwischen den einzelnen Kanälen liegende Gewebe muss im Laufe der Entwicklung weichen, um einen einfachen Nierenkelch herzustellen.

Was nun endlich die Gefässbildung in der Niere anlangt, so ist sie verschieden je nach der Entwicklungsart der mit Blut zu versorgenden Nierenbestandtheile.

Von den grossen Gefässstämmen gehen Aeste nach der Peripherie der Niere, Zweige zu den bereits gebildeten Glomerulis abgebend, um sich unter der Kapsel der Niere in der embryonalen Zellschicht mit mächtigen Ausläufern zu verbreiten. Nachdem sie Zweige in die Pseudoglomeruli gesandt haben, streben diese letzteren bei ihrer weiteren Entwicklung nach dem Hilus der Niere zu, während die embryonale Zellschicht in entgegengesetzter Richtung weiter wächst. Dadurch kommt der später meist zu beobachtende mehr centralwärts gerichtete Verlauf der Vasa afferentia zu Stande.

Die Gefässe des Markes folgen, wie das Schweigger-Seidel schon ausführlich auseinandergesetzt hat, einfach dem Zuge der centralwärts wachsenden Marksubstanz.

B. Postembryonale Entwicklung.

Die postembryonale Entwicklung der Niere hat weit weniger die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gelenkt, als die embryonale; es existiren nur verhältnissmässig wenige Angaben darüber.

Bowman[1]) fand die Durchmesser der Bellinischen Röhren bei der erwachsenen Katze 38 Mm., bei der neugeborenen 25 Mm., die der Malpighischen Körper waren bei jener 125 Mm., bei dieser 95.

Nach Harting[2]) vermehrt sich der Durchmesser der Bellinischen Röhren um das Dreifache beim Menschen im Laufe des postembryonalen Wachsthums, während das Epithel derselben nur wenig an Höhe zunehmen sollte (7,9 : 9,7).

Schweigger-Seidel stimmt mit Harting im Allgemeinen hinsichtlich des Epithels überein, nur sollen die eben erst gebildeten Kanäle an der Peripherie der Niere viel kleinere Zellen besitzen als später.

In neuester Zeit hat Perl in Virchow's Archiv LVI. p. 305 in einer Arbeit über compensatorische Nierenhypertrophie auch das normale Wachsthum der Niere von der Geburt an berücksichtigt. Er fand, dass ausser den Malpighischen Körperchen alle für die

[1]) Philosoph. transact. 1842, p. 57.

[2]) Recherches micrométr. 1845. p. 81.

Function wichtigen Bestandtheile der Niere sich fast an Grösse gleichbleiben, woraus er schliesst, dass das physiologische Wachsthum der Niere nach dem Typus der Hyperplasie resp. numerischen Hypertrophie (Virchow) vor sich gehe.

Was nun zunächst die vergleichende Messung der Sammelröhren anlangt, so müssen zuerst 2 beim Neugeborenen und Erwachsenen mit einander correspondirende Punkte im Verlaufe derselben bestimmt werden, um aus einer vergleichenden Messung überhaupt gültige Schlüsse ziehen zu können. Da nach Beendigung des embryonalen Wachsthums peripherisch die Apposition einer Substanz an die zu diesem Zwecke verbreiterten Sammelröhren aufhört, ebenso central die supponirte Resorption beendet ist, so können centrales und peripherisches Ende des Rohres zur vergleichenden Messung benutzt werden; sie sind sogar die einzig brauchbaren Punkte im ganzen Verlaufe des Rohres, weil sich im Laufe derEntwicklung die einzelnen Abtheilungen desselben verschieden lang ausziehen.

So leicht es nun ist, den Durchmesser eines Foramen papillare besonders beim Menschen zu messen, so schwer ist es beim erwachsenen Thiere, das peripherische nach dem Schaltstücke zu gelegene Ende mit Sicherheit zu finden. Es wurde deshalb die Vorsicht angewandt, nur solche Kanäle zu messen, die eben aus einer spitzwinkligen Theilung hervorgegangen (die Spitze des Winkels nach dem Hilus der Niere zu gerichtet) sich sicher als peripherische Enden von Sammelröhren documentirten. Die vergleichende Messung ergab nun keine irgendwie nennenswerthe Grössendifferenz an den betreffenden Stellen, so dass ich also Perl's Angaben in dieser Hinsicht bestätigen kann. Diese Uebereinstimmung ist übrigens wohl nur Zufall, da seine Messungen, welche „den unmittelbar über den Papillen gelegenen Theil der Anfangsstämmchen und deren erste Theilungen nicht berücksichtigen", gerade wegen der dort ungemein häufigen Theilungen resp. Aenderungen des Dickendurchmessers wohl nicht frei von Fehlerquellen sind. Wenn nun auch der Durchmesser der Sammelröhren an den beiden allein messbaren Stellen derselbe ist, folglich der Kanal sich nur zu dehnen braucht, um seine definitive, dem erwachsenen Individuum zukommende Form zu bekommen, so ist doch der Schluss, dass die Zahl der Harnkanälchen zunehmen müsse, um die Vergrösserung der Niere zu erklären (Perl), noch lange nicht gerechtfertigt. Alle einzelnen Abtheilungen des Kanales, dünne sowohl als dicke, verlängern sich, wenn auch in verschiedenem Maasse; dadurch

kommt an derselben Stelle z. B. 1 Cm. von der Papillenspitze entfernt, wo das Sammelrohr des Neugeborenen schon einen ganz geringen Durchmesser hat, beim Erwachsenen noch ein dickes Rohr zu liegen, zur Vergrösserung des Markes an dieser Stelle beitragend. Weiter nach der Peripherie zu wird man erst denjenigen Punkt des Sammelrohres treffen, der wirklich dem 1 Cm. weit von der Papillenspitze entfernt gelegenen Theile des Sammelrohres vom Neugeborenen entspricht. Mit Sicherheit, durch Vergleich der Länge eines Sammelrohres vom neugeborenen mit dem eines erwachsenen lässt sich der fragliche Punkt allerdings nicht finden, da die einzelnen Abtheilungen des Kanales sich ja in verschiedenem Maasse verlängern. Dass besonders die mittlere Abtheilung in die Länge gedehnt wird, hat schon Schweigger-Seidel hervorgehoben, da Theilungen von Sammelröhren beim Neugeborenen überall in der ganzen Länge des Kanales vorkommen, während beim Erwachsenen der mittlere Theil des Rohres frei von Theilungen ist.

Ebenso wenig als der Durchmesser der Kanäle am Hilus und an der Peripherie der Niere zunimmt, ebenso wenig nimmt das Epithel an Höhe zu; dies gilt auch von den eben erst gebildeten Kanälen an der Peripherie der Niere, von denen Schweigger-Seidel angab, dass sie anfangs viel kleinere Zellen besitzen als später. Das in Betreff des Wachsthums der Sammelröhren hier Gesagte passt auf alle gewöhnlichen Untersuchungsthiere und auch auf den Menschen in gleicher Weise.

Bei der Betrachtung des postembryonalen Wachsthums vom übrigen Harnkanalsystem resp. Malpighischen Körperchen kann, z. Th. in Folge der oben erwähnten Ungleichheit in der Ausbildung der Niere bei der Geburt für alle genannten Thiere Geltendes nicht aufgestellt werden.

Hervorgehoben ist schon, dass beim Rinde zur Zeit der Geburt alle Grössendifferenzen, welche zwischen den anfangs und später gebildeten Malpighischen Körperchen und Kanälen bestehen, ausgeglichen sind. Die Malpighischen Körper haben im Mittel 0,12 Mm. Durchmesser, die Tub. contorti 0,04 Mm., die Henle'schen Schleifen haben sich zu langen, in den schmalsten Parthien ungemein feinen (0,01 Mm.) Kanälen ausgezogen. Nach der Geburt beginnen nun diese sämmtlichen Gebilde an Durchmesser zuzunehmen, wenn auch in verschieden starkem Grade. Am meisten vergrössern sich die Malpighischen Körperchen, oft bis zu 0,33—0,36 Mm. anschwellend; die Tub. contorti werden bis zu 0,06 Mm. dick; es vergrössern

sich auch die Kanälchen der Henle'schen Schleife, wovon man sich sowohl an Isolationspräparaten als an Querschnitten überzeugen kann.

Ganz anders liegt die Sache bei den blindgeborenen Thieren. Nicht allein, dass an der Peripherie alle möglichen Entwicklungsstufen von Pseudoglomeruli vertreten sind, auch den central gelegenen Malpighischen Körperchen und Harnkanälchen ist noch der Stempel des Embryonalen durch die bedeutende Grösse, welche sie besitzen, aufgedrückt. Die Malpighischen Körper sind bei neugeborenen Hunden zum Theil 0,16 Mm. dick, die Tub. contorti zum Theil 0,06 Mm. Ihre Vergleichung mit den analogen Gebilden bei Erwachsenen würde für erstere nur eine geringe, für letztere kaum eine Vergrösserung ergeben. Wenn nun die fernere Entwicklung bei diesen Thieren ganz parallel liefe der des Rindes, so müssten sich die central gelegenen Malpighischen Körperchen und Tubuli nach und nach verkleinern, während die peripherisch gelegenen wachsen, bis eine vollständige Uebereinstimmung in der Grösse der centralen und peripherischen erreicht sei; alsdann würden die Nieren auf derselben Entwicklungsstufe stehen, wie die vom neugeborenen Kalbe. Die blind geborenen weichen aber von diesem Typus der Entwicklung in sofern ab, als zwar die central gelegenen Tubuli sich etwas verkleinern, die Malpighischen Körper aber so lange in derselben Grösse beharren, bis die peripherischen nachgekommen sind. Die allgemeine Uebereinstimmung tritt ungefähr um die 10—12. Woche post partum ein, dann entspricht die Niere eines Hundes der eines neugeborenen Rindes, um von da an sich in gleicher Weise in allen seinen Theilen zu vergrössern; dies tritt allerdings eben wegen der ausbleibenden vorgängigen Verkleinerung lange nicht so deutlich hervor, als beim Rinde. Die Angabe verschiedener Forscher, Bowman, Kölliker, Gerlach, dass die Glomeruli central grösser seien, als peripherisch, gilt also nur für junge blind geborene Thiere bis zu einer gewissen Zeit ihrer Entwicklung. Schweigger-Seidel lässt allerdings diese Differenz so lange bestehen, als die Niere überhaupt wächst und erklärt dadurch die obige Angabe. Die mir vorliegenden Präparate, besonders von einem 20 Wochen alten Hunde, beweisen ganz zweifellos, dass Schweigger-Seidel sich hierin geirrt hat.

Was schliesslich den Menschen anlangt, so wurde oben erwähnt, dass die Niere des Neugeborenen hinsichtlich ihrer Entwicklung ungefähr in der Mitte stände zwischen der eines neugeborenen Rindes und eines blind geborenen Thieres. Dies „in der

Mitte stehen" bezieht sich nun nicht allein auf die Zeit der Geburt d. h. auf den Grad der Nierenentwicklung im Momente der Geburt, sondern die Niere des Menschen steht auch in sofern in der Mitte, als sie gleichsam einen Uebergang zum Entwicklungstypus des blind neugeborenen Thieres zu dem des Rindes darstellt. Mit der Niere des Hundes hat sie das gemein, dass ihre peripherische Schicht noch nicht ganz entwickelt ist, dass sich spärliche, allerdings ziemlich weit fortgeschrittene Pseudoglomeruli (Fig 6) finden, ferner dass die central gelegenen Tubuli etwas grösser sind, als die peripherisch gelegenen, d. h. natürlich vollständig ausgebildeten. Mit der Niere des Kalbes hat sie dagegen gemein, dass die ausgebildeten Glomeruli central und peripherisch gleich gross sind, d. h. hier wie dort liegen kleine und grosse durch einander; die zwischen denselben vorkommenden Grössenunterschiede sind allerdings beträchtlicher, als beim Kalbe. Sie sind jedoch nicht auf die frühere und spätere Entwicklung zurückzuführen, wie das Schweigger-Seidel zu thun geneigt ist, sondern es sind eben zufällige Differenzen in der Ausbildung. Die weitere Entwicklung der menschlichen Niere war leider wegen Mangel an frischen normalen Nieren von Erwachsenen nicht zu verfolgen; so viel sich aus den mir zu Gebote stehenden Präparaten ersehen liess, stimmt sie mit der sich ja schliesslich überall gleich bleibenden Entwicklung der Thierniere überein.

Das postembryonale Wachsthum der Niere beruht also zu einem Theile auf Vergrösserung der Durchmesser der vorhandenen Elemente. Als zweites kommt bei den Harnkanälchen die Verlängerung hinzu; ihr verdankt eine Abtheilung des Markes, die in der Niere des blind geborenen Thieres wenigstens noch gar nicht existirt, seine alleinige Entstehung, es ist das die sogenannte Grenzschicht des Markes. Hier verlaufen ja beim Erwachsenen die Sammelröhren, ohne sich zu theilen, beim Neugeborenen theilen sie sich überall in ihrer ganzen Länge, folglich entsteht die Grenzschicht erst post partum.

Fasse ich nun das in vorliegender Arbeit Beigebrachte kurz zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

1) Der Uebergang vom embryonalen zum postembryonalen Entwicklungsmodus der Niere fällt nicht mit dem Termine der Geburt des Thieres zusammen.

2) Die erste Generation von Sammelröhren verdankt ihre Entstehung einem Ausstülpungsprocesse vom Uretersystem aus. Ihre wiederholte Theilung zwecks Production neuer Generationen von

Sammelröhren wird stets eingeleitet durch Anlagerung eines rundlichen Zellballens an ihr peripherisches Ende, welcher die Anlage des ganzen übrigen Harnkanalsystems, der Bowman'schen Kapsel, aller Wahrscheinlichkeit nach auch die des Glomerulus in sich birgt.

3) Der rundliche Zellballen geht aus der Aneinanderlagerung embryonaler, an der Peripherie der Niere sich stets reproducirender Zellen hervor. Die Production der Zellballen und ihre Apposition an das peripherische ampullenförmig verbreiterte Ende des Sammelrohres dauert so lange, als das Thier überhaupt nach embryonalem Typus wächst.

4) Die in frühester Zeit des Embryonallebens aus dem Zellballen hervorgehenden Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichen eine excessive Grösse; sie verkleinern sich beim Rinde noch im Laufe des embryonalen Lebens wieder; die später gebildeten Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichen im Laufe des embryonalen Lebens nur eine solche Grösse, wie sie beim neugeborenen Thiere gefunden wird; bei der Geburt des Rindes sind alle gleich gross.

5) Mit der Streckung der Sammelröhren in das Nierenbecken hinein zwecks Bildung der Marksubstanz resp. der Papillen ist eine Umformung der zuerst gebildeten Sammelröhren zu Theilen des Nierenbeckens verbunden.

6) Die Grenzschicht des Markes entsteht bei blind, d. h. früh geborenen Thieren erst post partum.

7) Das postembryonale Wachsthum beruht sowohl auf Vergrösserung des Durchmessers (Sammelröhreu an bestimmten Stellen ausgenommen) als auf Verlängerung der vorgebildeten Elemente.

Schliesslich erlaube ich mir, Herrn Prof. Merkel meinen besten Dank für die vielfältige Unterstützung bei dieser Arbeit auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3a: Schnittpräparate.

Fig. 3b—10: Isolationspräparate.

Fig. 1: Längsschnitt durch die Niere eines 2,3 Cm. langen Rindsembryo: schematisch.

U: Ureter in die Niere eintretend.

aa: die nach oben und unten abgehenden beiden Aeste, in welche Kanäle einmünden, die bis an die Peripherie der Niere gehen. Sie theilen sich in Kanäle, die bis an die Peripherie der Niere hin verlaufen.

ku: direct vom Ureter zur Peripherie gehender Kanal.

B: dichtere Anhäufung von embryonalen Zellen.

Fig. 2: Querschnitt der Niere eines 7 Cm. langen Rindsembryo etwas unterhalb des Uretereintrittes, daher der Ureter (U) querdurchschnitten: schematisch. Schraffirt sind die Theile der Niere, welche von embryonalen Zellen, nicht schraffirt diejenigen, welche der Hauptsache nach von Malpighischen Körperchen und Kanälen eingenommen sind.

S: Sammelrohr mit seinen Verzweigungen.

a^1: der nach unten primär vom Ureter abgehende Ast, querdurchschnitten.

r^1 r^2 r^3: Resorptionszone aus verschiedenem Alter, allmälig nach der Peripherie der Niere zu fortschreitend.

Fig. 3a: die peripherische Schicht desselben Präparates.

S^1: Sammelrohr, sich mit seiner Ampulle in Verbindung setzend mit einem embryonalen Zellballen (B).

S^2: Sammelrohr in Verbindung mit einem Pseudoglomerulus (Ps).

S^3: Sammelrohr, von ihm abgehend ein Verbindungskanal.

s: Septum aus embryonalen Zellen, die den Kanälen zunächst rundlich sind, im Uebrigen länglich, mit dem grössten Durchmesser radiär gestellt.

Für die Abbildungen der Isolationspräparate haben folgende Buchstaben die gleiche Bedeutung:

S: Sammelrohr.

A: Ampulle desselben.

V: Verbindungskanal sammt Schaltstück.

H: Henle'sche Schleife.

Tc: Tubulus contortus.

M: Malpighisches Körperchen (der Buchstabe steht am Uebergange vom Tubulus contortus zum Körperchen).

t: Trennungslinie vom Pseudoglomerulusepithel und dem des abgehenden Kanales.

v: Stelle, wo der Pseudoglomerulus mit dem abgehenden Kanale in Verbindung bleibt.

h: Höhle im Pseudoglomerulus, in Verbindung tretend mit dem Lumen des Sammelrohres.

he: Ende der Höhle in dem centralwärts vom Gefässeintritte gelegenen Theile des Pseudoglomerulus (l).

be: Epithel der Bowman'schen Kapsel.

g: Gefässe.

Gl: Glomerulus.

ge: Glomerulusepithel.

Fig. 3b: Isolirter Zellballen im Zusammenhange mit Zellen von der Peripherie der Niere.

Fig. 4: Ampulle in Verbindung mit dem Pseudoglomerulus, der bei p noch mit peripherisch, bei c mit hiluswärts gelegenen embryonalen Zellen in Verbindung steht. Erstes Auftreten einer Höhlung im Innern des Pseudoglomerulus.

Fig. 5: Höhle des Pseudoglomerulus in Verbindung mit dem Lumen des Sammelrohres. Deutliche Gefässe.

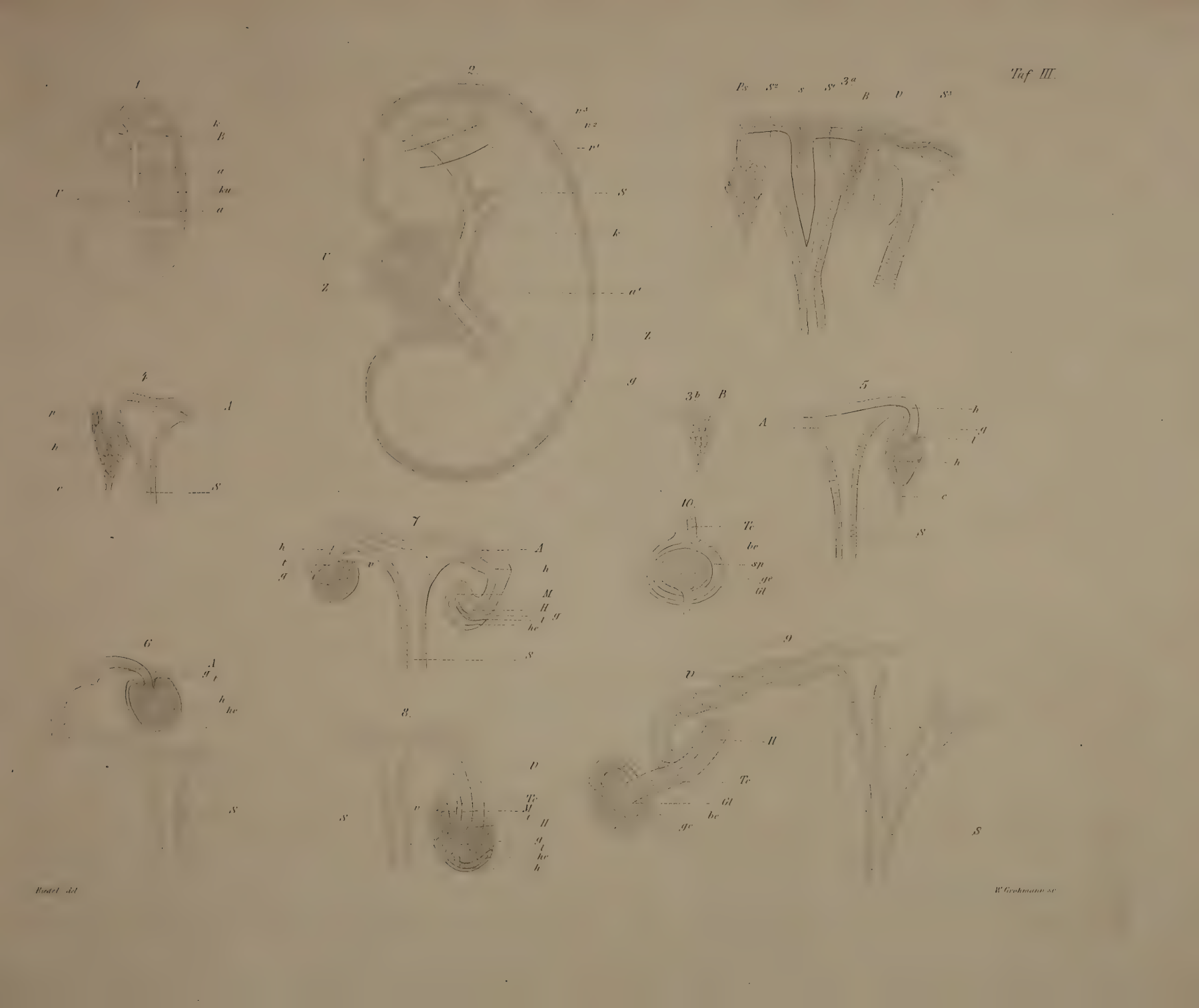
Fig. 6: Beginnende Vergrösserung der Lücke, in welche die Gefässe eintreten. Die Trennungslinie verliert sich auf der Vorderfläche des austretenden Kanales.

Fig. 7: Die Kanäle im optischen Längsschnitte gezeichnet, ebenso der linke Pseudoglomerulus, während der rechte bei höherer Einstellung seine aus Zellen gebildete obere Wand zeigt. Die Trennungslinie hat sich weiter entwickelt.

Fig. 8: Die Trennungslinie t geht noch weiter, Gefässe zahlreicher.

Fig. 9: Entwickelter Glomerulus von hohem cubischen Epithel bedeckt. Die in natura zusammengeknäuelten Kanäle auseinandergerollt.

Fig. 10: Malpighisches Körperchen mit Spalte zwischen dem Epithel der Bowman'schen Kapsel und dem schon flacher gewordenen des Glomerulus.



Riedel del.

W. Grahmann sc.

3 2044 107 349 425